

БИОЛОГИЯ

Наталья Алексеевна АЛЕКСЕЕВА — ассистент кафедры ботаники и биотехнологии растений биологического факультета, Анна Архиповна ДОНСКОВА — доцент кафедры ботаники и биотехнологии растений биологического факультета, кандидат биологических наук

УДК 577. 95

ОНТОГЕНЕЗ *GEUM ALEPPICUM* (JACQ.) И *GEUM RIVALE* (L.) НА ЮГЕ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

АННОТАЦИЯ. Изучен онтогенез двух видов рода Geum L. в плане возрастной периодизации в условиях лесной зоны Тюменской области, проведен сравнительный анализ.

The ontogenesis of the two species from genus Geum in the forest area of the Tumen region conditions was studied together with their comparative analysis.

Исследование онтогенеза различных видов имеет большое значение, так как именно в процессе такой работы в полной мере и наиболее ясно формируется представление о целостности и сложности организма растения, о многообразии форм, путей развития особей вида даже в пределах одной популяции [1, 2]. В настоящее время изучен онтогенез около 500 видов растений, однако группа короткокорневищных видов в этом плане изучена еще недостаточно.

Основная цель исследования — изучить особенности онтогенеза двух видов рода *Geum L.* и провести их сравнительный анализ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом нашего исследования являются *Geum aleppicum* (Jacq.) и *Geum rivale* (L.) — голарктические виды, широко распространенные в Западной Сибири [3,4]. Это травянистые короткокорневищные моноподиально-розеточные поликарпики; имеют практическое значение как лекарственные и кормовые растения [5,6,7].

Массовые сборы материала проводились в 1998-2000 гг. в разреженных осиново-березовых и сосново-березовых лесах, по их опушкам, на суходольных и поймен-

ных лугах. В исследуемых фитоценозах сделаны геоботанические описания по общепринятой методике с указанием обилия особей видов по шкале Друде.

Для изучения онтогенеза растения гавилатов откапывали и гербаризировали. Периодизацию онтогенеза проводили по общепринятой методике [8, 9]. Материалы обрабатывали в лабораторных условиях. Для выяснения влияния длительности хранения семян на их всхожесть и прорастание в чашках Петри проращивали орешки через разное время после сбора по 50 шт. в 3-х кратной повторности для каждого варианта при температуре 18–23° С. Проведена статистическая обработка данных по стандартной методике [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В онтогенезе растений принято выделять следующие периоды: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный [8, 9].

Латентный период. Плоды *G. aleppicum* и *G. rivale* — орешки-мелкие, жестко-волосистые, с прямостоящими оттопыренными волосками около 2,5–3 мм длиной и 1,1–1,3 мм шириной на конце несут длинный крючковидно загнутый отросток — остаток нижнего членика столбика. У плодов *G. rivale* нижний членик столбика равен по длине верхнему, а у *G. aleppicum* — нижний членик столбика вдвое длиннее верхнего. Масса 1000 семян гавилата речного, по нашим данным, составляет 1,10 г, а гавилата алеппского — 1,27 г.

Прегенеративный период. Изучение прегенеративного периода начали с проверки лабораторной всхожести семян. В чашках Петри орешки прорастали на 3–4 день. Всхожесть семян *G. rivale* увеличивалась в течение первого года хранения от 27% в декабре до 83% в апреле, а энергия прорастания составляла соответственно 13% и 41%; таким образом, для семян этого вида характерен период созревания. Всхожесть семян *G. aleppicum* в первый год хранения также увеличивалась от 86% в декабре до 96% в апреле, а энергия прорастания — от 60% до 85% соответственно. Через два года после сбора орешков всхожесть и энергия прорастания семян *G. aleppicum* уменьшаются в среднем в 2–3 раза, а у *G. rivale* — в 4–5 раз. В природных условиях прорастание у обоих видов гавилатов начинается, как правило, в апреле-мае, но возможно и осеннее прорастание семян. Семядоли черешковые, длиной 3–4 мм и около 2 мм шириной. Через 2–3 недели после прорастания появляется ювенильный лист. Он округлой формы и несет 9–10 зубцов (рис. 1А, 2А). Растения характеризуются смешанным типом питания: за счет запасных питательных веществ семядолей и за счет фотосинтеза. Длина гипокотилия варьирует в зависимости от экологических условий: на открытых участках (полянах, опушках) она составляет 3–5 мм, а в затененных местообитаниях (под пологом леса) — 6–20 мм. Корневая система проростков обоих видов стержневого типа. С отмиранием семядолей (через 35–40 дней после прорастания) растения переходят в следующее возрастное состояние — ювенильное.

Ювенильные особи, как и проростки, характеризуются розеточной формой роста и несут 2–3 листа (рис. 1Б, 2Б). Длина и толщина главного корня по сравнению с предыдущим возрастным состоянием увеличиваются в среднем в 1,3 раза, порядок ветвления — второй-третий (табл. 1). Если семена гавилатов прорастают осенью, то в ювенильном возрастном состоянии особи уходят зимовать и на следующий год переходят в имматурное, при прорастании семян весной особи все состояния прегенеративного периода проходят в течение 1–2 (*G. aleppicum*) или 2–3 (*G. rivale*) вегетационных сезонов.

Розеточные побеги имматурных растений обоих видов продолжают нарастать моноподиально, так как верхушечная почка остается живой. Они несут по 3 листа почковидной или трехлопастной формы и по 2–3 отмерших прошлогодних листа. Отношение длины к ширине листовой пластинки по сравнению с предыдущим воз-

растным состоянием изменяется незначительно, черешок становится вдвое длиннее листовой пластинки (табл. 1). В подземной сфере главный корень сохраняется почти у 54% особей *G. aleppicum* и только у 28% особей *G. rivale*; таким образом, стержневая корневая система заменяется системой смешанного или придаточно-го типа (рис. 1В,2В). В результате контрактильной деятельности корней базальная часть розеточного побега втягивается в почву, превращаясь в эпигеогенное корневище.

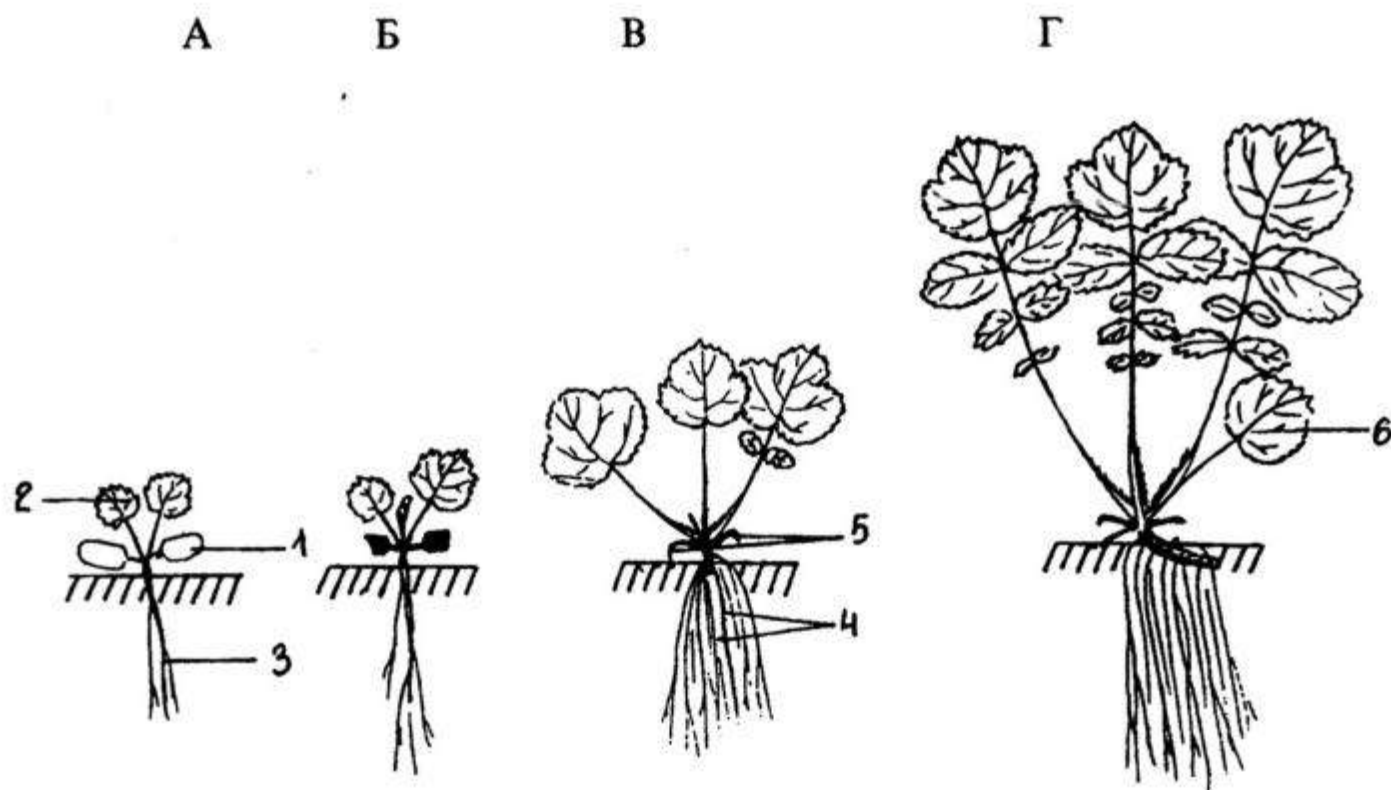


Рис. 1. Изменения морфологической структуры особей *Geum rivale* различных возрастных состояний прегенеративного периода: А — проростки, Б — ювенильное состояние, В — имматурное состояние, Г — виргинильное состояние; 1 — семядоли, 2 — ювенильный лист, 3 — главный корень, 4 — придаточные корни, 5 — отмершие листья, 6 — зимний лист.

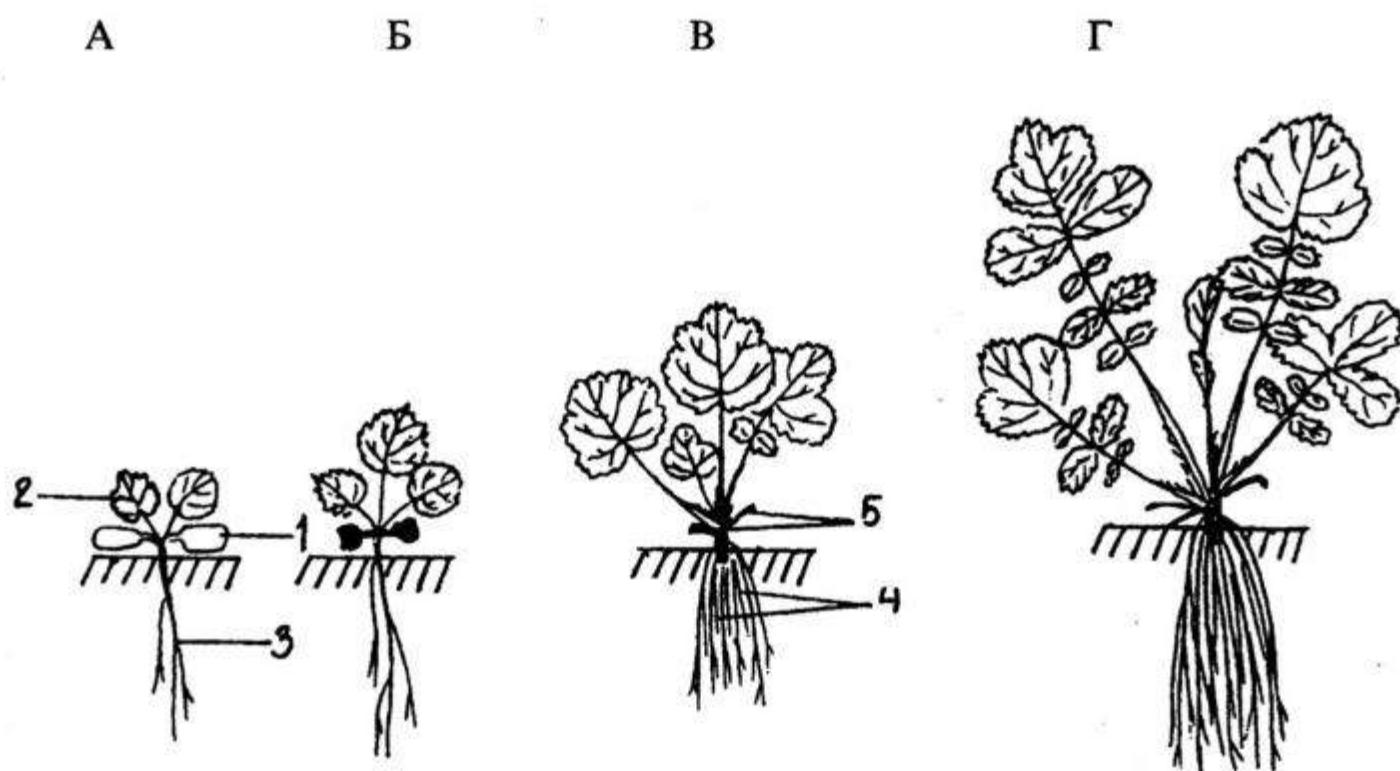


Рис. 2. Изменения морфологической структуры особей *Geum aleppicum* различных возрастных состояний прегенеративного периода: А — проростки, Б — ювенильное состояние, В — имматурное состояние, Г — виргинильное состояние; 1 — семядоли, 2 — ювенильный лист, 3 — главный корень, 4 — придаточные корни, 5 — отмершие листья.

Виргинильные растения — это взрослые, но еще не цветущие особи. Они сохраняют розеточную форму роста. Длина побега варьирует у *G. aleppicum* от 8 до 16 мм, а у *G. rivale* от 41 до 61 мм, причем длина надземной части побега у обоих

Особенности морфологической структуры растений *Geum aleppicum* и *Geum rivale*
различных возрастных состояний прегенеративного периода

Возрастные состояния Признаки		Проростки		Ювенильное		Имматурное		Виргинильное	
		<i>G. rivale</i>	<i>G. aleppicum</i>	<i>G. rivale</i>	<i>G. aleppicum</i>	<i>G. rivale</i>	<i>G. aleppicum</i>	<i>G. rivale</i>	<i>G. aleppicum</i>
Число листьев розетки, шт	$X \pm m_x$	1,64±0,10	2,17±0,08	2,17±0,07	2,68±0,08	3,07±0,14	3,31±0,12	3,31±0,13	4,15±0,17
	CV	29,9	21,3	17,5	19,7	24,2	21,7	22,9	26,5
Отношение длины лист. пластинки к ее ширине	$X \pm m_x$	0,92±0,03	1,07±0,03	0,94±0,01	1,01±0,02	0,82±0,02	0,92±0,03	0,99±0,04	1,08±0,04
	CV	16,4	12,6	8,0	9,5	12,3	16,8	23,7	22,1
Отношение длины лист. пластинки к длине черешка	$X \pm m_x$	0,52±0,03	0,74±0,02	0,52±0,04	0,78±0,02	0,40±0,02	0,55±0,03	0,50±0,03	0,75±0,05
	CV	30,8	14,6	38,1	18,7	22,3	36,3	37,00	39,0
Длина главного корня, мм	$X \pm m_x$	23,40±1,34	24,97±1,24	27,17±1,48	31,18±1,92	-	-	-	-
	CV	28,6	27,1	29,8	38,9	-	-	-	-
Толщина главного корня, мм	$X \pm m_x$	0,41±0,01	0,32±0,01	0,52±0,02	0,69±0,02	-	-	-	-
	CV	17,6	10,1	22,2	21,2	-	-	-	-
Поряд. ветвления главного корня	$X \pm m_x$	2,04±0,04	2,33±0,09	2,10±0,06	2,60±0,09	-	-	-	-
	CV	9,80	20,6	14,5	22,7	-	-	-	-
Общее число придат. корней,	$X \pm m_x$	-	-	-	1,56±0,12	13,57±0,97	8,62±0,43	20,03±0,99	13,70±0,80
	CV	-	-	-	37,7	39,3	29,5	29,1	36,8
Длина придаточн. корня, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	10,39±0,95	70,57±4,62	51,06±2,49	99,11±3,74	114,18±4,47
	CV	-	-	-	43,7	35,9	28,8	22,3	24,7
Толщина придат. корня, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	0,27±0,02	0,85±0,03	0,67±0,03	1,37±0,05	1,22±0,04
	CV	-	-	-	28,9	20,4	22,6	23,0	19,8
Поряд. ветвления придат. корня	$X \pm m_x$	-	-	-	-	2,90±0,09	2,54±0,09	2,97±0,40	3,18±0,09
	CV	-	-	-	-	16,6	19,9	19,1	17,3
Длина корневища, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	-	-	35,60±2,85	11,43±0,67
	CV	-	-	-	-	-	-	47,3	37,0
Диаметр корневища, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	-	-	4,44±0,24	4,98±0,30
	CV	-	-	-	-	-	-	31,3	33,9

видов составляет около 5 мм, а большая часть в виде эпигеогенного корневища находится в почве. Листья принимают прерывисто-перистую форму и несут 1–2 пары боковых листочков. Осенью у видов рода *Geum* формируются зимние листья, с которыми растения перезимовывают; они несколько меньших размеров и слабее расчлененные, по сравнению с летними. Эту же особенность гравилатов отмечали и другие авторы [11, 12]. В подземной сфере происходят существенные изменения. Главный корень отмирает у всех особей и формируется система придаточного типа. Продолжается увеличение длины эпигеогенного корневища за счет погружения в почву базальной части розеточного побега (табл. 1). У гравилата алеппского оно короткое и толстое ортотропное, а у гравилата речного к виргинильному возрастному состоянию корневище становится плагиотропным (рис. 1Г, 2Г).

Продолжительность прегенеративного периода, по нашим данным, составляет у гравилата алеппского 1–2, а у гравилата речного — 2–3 года.

Генеративный период в жизни растений обычно самый продолжительный, он составляет, как правило, $2/3$ длительности онтогенеза. К этому периоду происходит окончательное становление жизненной формы вида, особи оказывают максимальное влияние на окружающую среду. У многих моноподиально-розеточных видов цветение начинается не с первого, а со второго-третьего года жизни или еще позднее [5]. По нашим данным, цвести и плодоносить особи *Geum aleppicum* начинают на 2–3, а *G. rivale* — на 3–4 год жизни. Взрослые цветущие растения обоих видов образуют побеги двух типов: скелетные многолетние-вегетативные и монокарпические однолетние — генеративные. Скелетные побеги укороченные, нарастают моноподиально, всегда остаются в вегетативном состоянии. Они несут розетку прикорневых листьев прерывисто-перистой формы с 2–3 парами боковых листочков. Цветоносные побеги — пазушные, являются осями 2 порядка, удлиненные, после цветения и плодоношения отмирают целиком, не принимая участия в построении многолетнего побегового тела растения. Нижние стеблевые листья генеративных побегов сходны с прикорневыми, верхние — тройчатые, с более узкими долями. Блюдцевидно расширенное цветоложе гравилата в центре удлинено в виде цилиндрического столбца, усаженного на верхушке многочисленными пестиками. Ко времени плодоношения цилиндрическая часть цветоложа вытягивается и выносит всю группу плодов выше границы чашечки. Растения *Geum rivale* имеют колокольчатые, большей частью поникающие цветки, группа плодов расположена на длинной ножке-гинофоре. У особей *Geum aleppicum* цветки прямостоячие, гинофора нет. Подземная сфера генеративных растений обоих видов представлена эпигеогенным корневищем с отходящими от него придаточными корнями.

Структура вегетативного побега молодых генеративных особей *G. aleppicum* и *G. rivale* близка к таковой у виргинильных, изменяется лишь форма листьев (рис. 3А, 4А). Растения имеют один, редко два генеративных побега, которые несут по 6–7 стеблевых листьев и по 3–4 цветка (табл. 2, 3). На одной особи *G. rivale* образуется в среднем 220 орешков, а у *G. aleppicum* их число достигает 300. Короткое ортотропное корневище гравилата алеппского несет 20–24 придаточных корня, ветвящихся до 3 порядка. Плагиотропное корневище гравилата речного несет 32–38 придаточных корней, также ветвящихся до 3 порядка. Часть корней у обоих видов утолщена, в них накапливаются запасные питательные вещества.

Зрелые генеративные растения достигают максимальной семенной продуктивности, наибольшей интенсивности ветвления в подземной и надземной сферах, оказывают максимальное влияние на окружающую среду.

У гравилата алеппского количество генеративных побегов, их высота, число стеблевых листьев и цветков увеличиваются в среднем в 1,5 раза. Число и форма прикорневых листьев изменяются незначительно (табл. 2). Количество орешков, обра-

зующихся на одном растении составляет в среднем 1300, а их максимальное количество на одной особи достигает 2700. Количество отмерших генеративных побегов — 1–2. В подземной сфере происходит дальнейшее нарастание эпигеогенного корневища. Длина, диаметр корневища и количество придаточных корней, по сравнению с предыдущим возрастным состоянием увеличиваются в 1,2–1,5 раза. Таким образом, зрелые генеративные особи *Geum aleppicum* представлены только первичным кустом — системой побегов, образующихся при семенном размножении (рис. 3Б).

Растения *G. rivale* кроме первичного куста формируют от 3 до 14 вегетативных и генеративных парциальных кустов, образующихся из почек, расположенных на корневище. Высота генеративных побегов, число стеблевых листьев увеличиваются в 1,2 раза. Количество цветков увеличивается в 3 раза (рис. 4Б). Семенная продуктивность одной особи достигает в среднем 1600 семян, максимальное количество орешков, образующееся на одной особи, составило 2500. Форма и число розеточных листьев генеративного побега существенно не изменяется. В подземной сфере происходит увеличение длины корневища в 6–8 раз, а его диаметр изменяется незначительно. Корневище ветвится до 3–4 порядка, формируя несколько боковых корневищ; суммарная длина ризомов может достигать 200–300 см. Количество придаточных корней по сравнению с предыдущим возрастным состоянием увеличивается в 5 раз (табл. 3). У зрелых генеративных особей 43% корней значительно утолщена, накапливающиеся в них запасные питательные вещества увеличивают автономность парциальных кустов и способность растений к дезинтеграции, что приводит к обособлению частей. Средневозрастные генеративные особи *G. rivale*, таким образом, являются сложными индивидами. Это физически непрерывные образования организменного уровня, у которых автономность частей преобладает над морфологической целостностью (хотя бы во взрослом состоянии) и ясно выражена морфологическая дезинтеграция. В зрелом генеративном состоянии растения гравилата речного приступают к вегетативному размножению.

Вегетативное размножение — это увеличение числа особей вида посредством отделения от вегетативного тела растения частей, способных к самостоятельному существованию и развитию [13,14]. Вслед за рядом авторов процесс разделения растений на отдельные части мы называем партикуляцией, а отделившиеся дочерние особи — партикулами [15,16]. В ходе партикуляции материнские особи распадаются на 3–5 дочерних, образуя клон. Дочерние особи находятся в том же или в предыдущем возрастном состоянии, что и материнские.

У старых генеративных особей происходит резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования (рис. 3В, 4В).

Количество генеративных побегов у *G. aleppicum* сокращается до 1, число стеблевых листьев до 5–6, цветков — до 2–3. Среднее количество орешков на одной особи гравилата алеппского по сравнению с предыдущим возрастным состоянием сокращается в 2–3 раза. Отношение длины к ширине розеточного листа уменьшается до 1,3. Число отмерших побегов — 3–5. Эпигеогенное корневище достигает максимальных размеров, длина его составляет около 22 мм, толщина — 11 мм. Количество придаточных корней сокращается в 1,3 раза (табл. 2). Продолжительность генеративного периода онтогенеза *Geum aleppicum* составляет, по нашим данным, 2–4 года.

Среди старых генеративных растений гравилата речного преобладают, в основном, особи вегетативного происхождения. В надземной сфере они несут 1 вегетативный и 1 генеративный побег. Число стеблевых листьев в среднем составляет 5–6, цветков — 2–3. Семенная продуктивность одной особи сокращается до 250 орешков. Длина корневища *G. rivale* у некоторых особей в связи с дезинтеграцией по сравнению с предыдущим возрастным состоянием уменьшается в 2,5 раза, а диаметр изменяется незначительно. Число придаточных корней составляет около 52–60 (табл. 3).

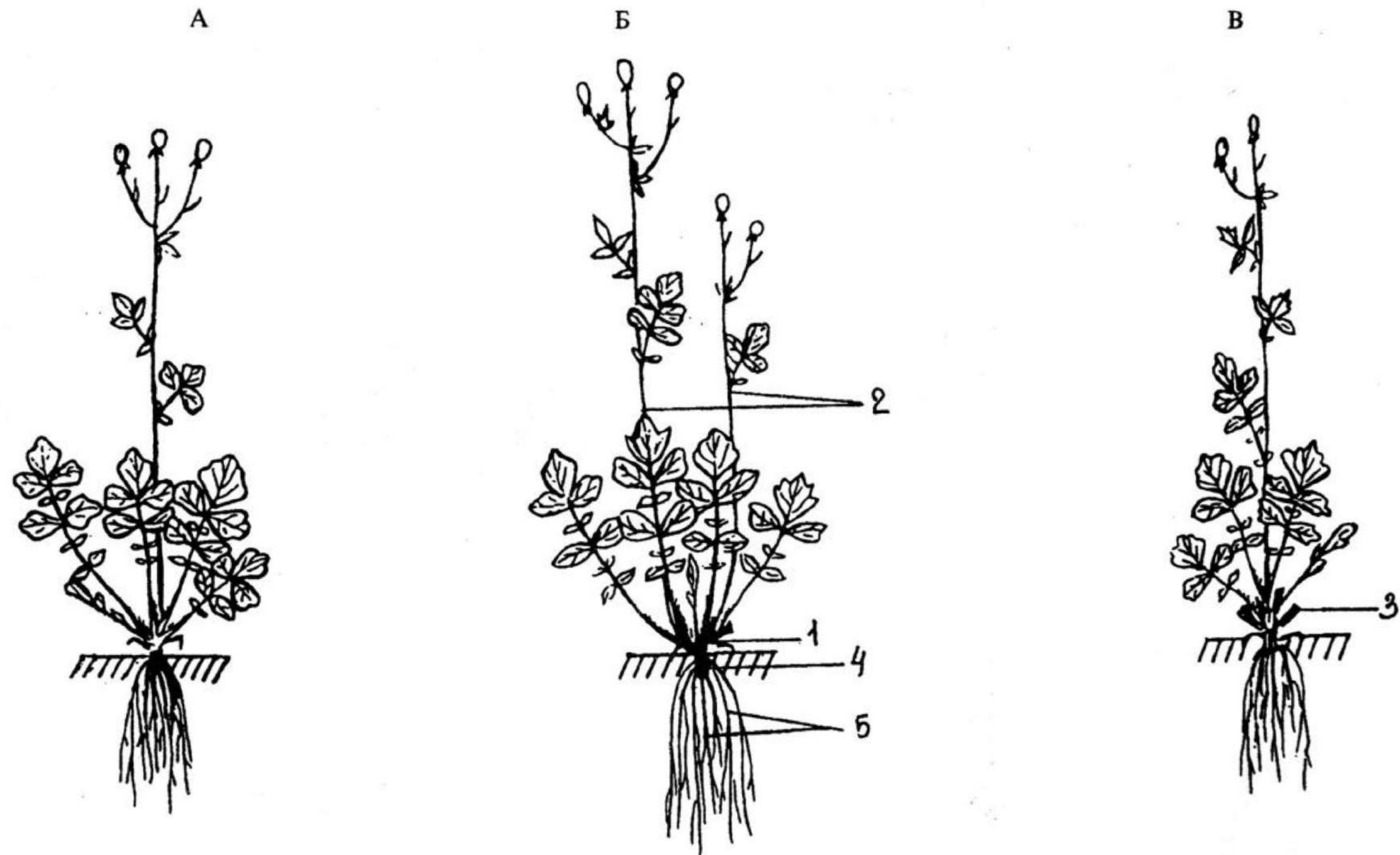


Рис. 3. Особи *Geum aleericum* различных возрастных состояний генеративного периода: А — молодое генеративное состояние, Б — зрелое генеративное состояние, В — старое генеративное состояние; 1 — розеточный побег, 2 — генеративные побеги, 3 — отмершие (прошлогодние) побеги, 4 — корневище, 5 — придаточные корни.

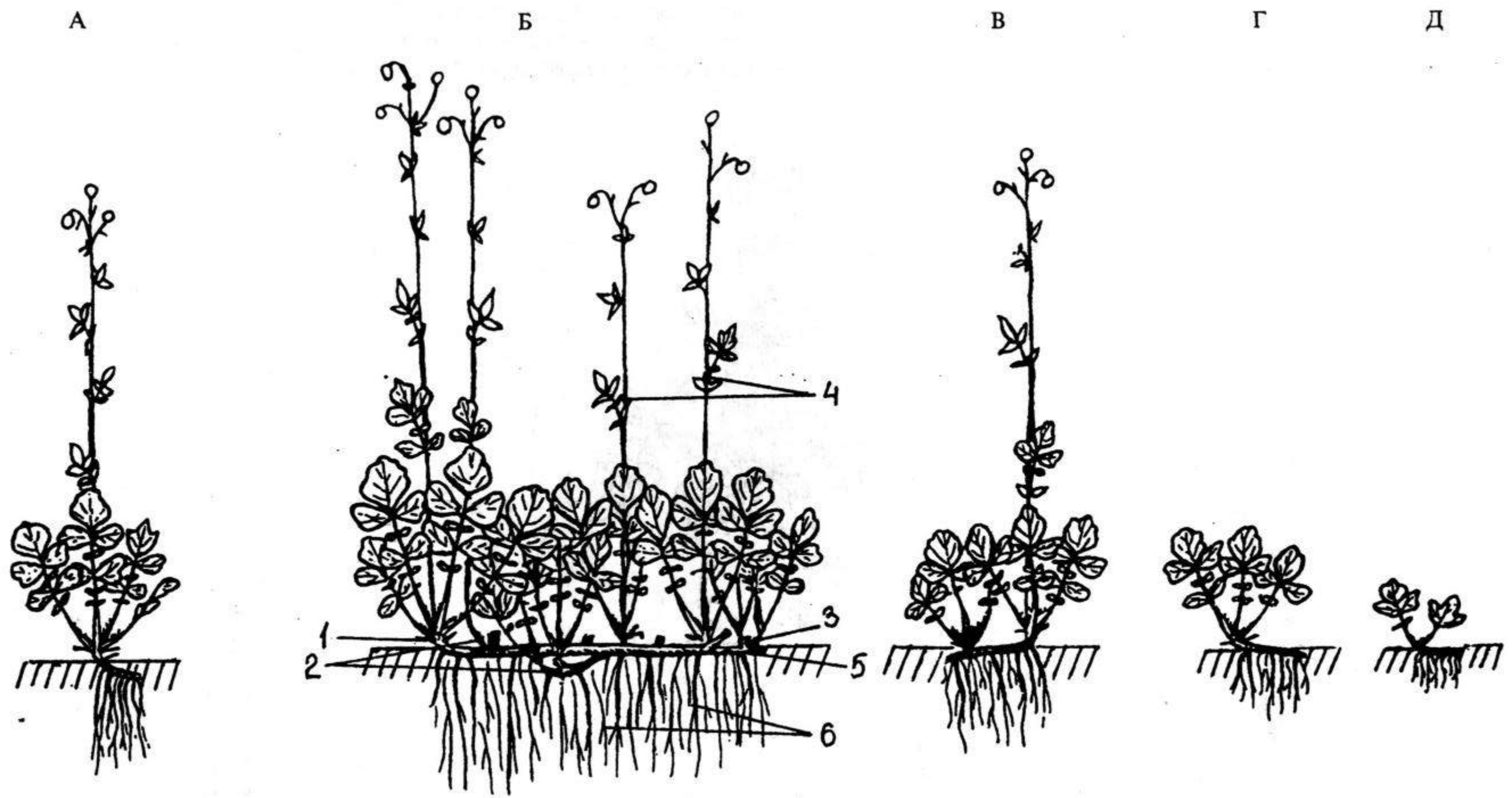


Рис. 4. Особи *Geum rivale* различных возрастных состояний генеративного и постгенеративного периодов: А — молодое генеративное состояние, Б — зрелое генеративное состояние, В — старое генеративное состояние, Г — субсенильное состояние, Д — сенильное состояние; 1 — первичный куст, 2 — парциальные кусты, 3 — розеточный побег, 4 — генеративные побеги, 5 — корневище, 6 — придаточные корни.

Таблица 2

Сравнительная характеристика особей *Geum aleppicum* различных возрастных состояний генеративного периода

Возрастные состояния Признаки	Молодое генеративное		Зрелое генеративное		Старое генеративное	
	X±m _x	CV	X±m _x	CV	X±m _x	CV
Число листьев розетки, шт.	4,558±0,18	24,5	4,83±0,21	27,3	4,00±0,58	25,0
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	1,40±0,04	19,9	1,58±0,05	20,6	1,27±0,10	13,7
Отношение длины черешка к длине листовой пластинки	1,00±0,06	40,6	1,33±0,07	31,9	0,92±0,40	7,8
Высота генеративного побега, см	47,78±2,31	30,6	55,63±2,4 7	28,1	51,00±6,08	20,7
Число генеративных побегов, шт.	1,25±0,07	35,1	1,78±0,13	46,9	1,13±0,13	23,4
Число листьев на генератив. побеге, шт.	6,75±0,33	30,7	9,10±0,45	31,0	7,67±0,67	15,1
Число цветков на одной особи, шт.	2,98±0,27	56,7	5,05±0,47	58,5	2,33±0,33	24,7
Число придаточных корней, шт.	24,40±1,30	33,5	30,53±1,7 2	35,7	24,00±1,53	11,0
Длина придаточных корней, мм	150,88±5,0 4	21,1	173,65±7, 73	28,1	128,50±9,3 1	20,5
Порядок ветвления придаточного корня	3,08±0,10	20,0	3,58±0,10	17,8	3,13±0,23	20,5
Длина корневища, мм	12,56±0,89	44,9	16,88±0,9 4	35,3	19,00±2,70	40,2
Диаметр корневища, мм	7,08±0,24	21,3	8,38±0,41	30,6	11,25±1,31	32,8

Постгенеративный период. Субсенильные и сенильные особи характеризуются полным отсутствием цветения и плодоношения, резким преобладанием процессов отмирания над новообразованием и вторичным появлением у растений иматурных и ювенильных черт.

Субсенильные и сенильные особи гравилата алеппского обнаружены нами лишь в двух популяциях. Это можно объяснить следующими причинами: либо растения отмирают в старом генеративном состоянии, либо субсенильное и сенильное состояния особи *G. aleppicum* проходят очень быстро, поэтому обнаружить их в популяциях трудно. Нами найдено всего 2 субсенильные особи этого вида. Растения формируют 3–4 листа трехлопастной формы, как у иматурных особей. На корневище образуется 6–8 придаточных корней, ветвящихся до 2 порядка. Число отмерших генеративных побегов составляет 3–5. Общая продолжительность онтогенеза гравилата алеппского, по нашим данным, достигает 4–7 лет.

Особи *Geum rivale* постгенеративного периода в ценопопуляциях встречаются чаще, растения отмирают, как правило, достигнув своего предельного возраста. Число листьев розетки у субсенильных растений гравилата речного сокращается до 3 (рис. 4Г). Отношение длины к ширине 2 розеточного листа в среднем составляет 1, т. е. приближается к таковому у виргинильных растений. Длина корневища

составляет около 90 мм, а его диаметр меняется незначительно; около 29-33 придаточных корней ветвятся до 3 порядка (табл. 4).

Таблица 3

Сравнительная характеристика особей *Geum rivale* различных возрастных состояний генеративного периода

Признаки	Молодое генеративное		Зрелое генеративное		Старое генеративное	
	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV
Число листьев розетки, шт.	4,16±0,35	36,9	4,33±0,60	75,8	3,20±0,14	28,5
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	1,52±0,06	16,4	1,50±0,05	17,3	1,63±0,04	13,6
Отношение длины черешка к длине листовой пластинки	1,22±0,07	23,3	1,11±0,04	18,7	1,29±0,05	24,1
Высота генеративного побега, см	65,69±3,07	20,3	80,67±2,75	18,7	77,15±2,63	21,6
Число генеративных побегов, шт.	1,26±0,10	35,8	2,93±0,30	55,1	1,23±0,07	34,5
Число листьев на генератив. побеге, шт.	6,05±0,28	20,2	6,55±0,24	19,7	6,55±0,21	20,4
Число цветков на одной особи, шт.	2,68±0,22	35,2	9,77±0,82	45,9	3,23±0,31	61,01
Число вегетативных парциальных побегов, шт.	-	-	3,33±0,12	19,8	1,25±0,13	36,2
Число генеративных парциальных побегов, шт.	-	-	2,20±0,18	45,3	1,05±0,04	21,0
Число придаточных корней, шт.	32,79±2,42	32,2	157,17±11,7	59,6	55,93±3,80	43,0
Длина придаточных корней, мм	127,40±4,2	18,0	174,87±7,0	22,2	130,65±6,6	16,7
Порядок ветвления придат. корня	3,00±0,13	19,3	3,33±0,12	19,8	2,88±0,10	21,1
Длина корневища, мм	77,00±7,29	31,8	483,43±41,7	47,3	199,75±12,2	38,8
Толщина корневища, мм	7,68±0,38	21,7	10,37±0,33	17,3	9,85±0,20	12,9
Поряд. ветвления корневища	1	-	3,10±0,12	21,4	1,43±0,09	41,7

Сенильные растения несут в среднем 2 розеточных листа трехраздельной, трехлопастной, реже прерывисто-перистой формы; отношение длины листовой пластинки к ее ширине по сравнению с субсенильными особями уменьшается в 1,4 раза. Длина корневища в среднем составляет 50 мм, а его диаметр — 5–6 мм. Около 14–18 придаточных корней ветвятся до 2–3 порядка. Дифференциация на толстые и тонкие корни не выражена (рис. 4Д).

Общую продолжительность онтогенеза гравилата речного определить очень трудно. По мнению Т. И. Серебряковой и Л. В. Петуховой (1978) продолжительность жизни особей этого вида составляет не менее 50 лет. По нашим данным, ежегодный прирост корневища *G. rivale* составляет около 2–2,5 см, а длина главной оси корне-

вища достигает 60–70 см. Таким образом, продолжительность жизни гравилата речного на юге лесной зоны Западной Сибири составляет 35–40 лет.

Таблица 4

Сравнительная характеристика особей *Geum rivale* различных возрастных состояний постгенеративного периода

Возрастные состояния Признаки	Субсенильное		Сенильное	
	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV
Число листьев розетки, шт	3,27±0,14	25,6	2,24±0,18	27,6
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	1,46±0,05	19,3	1,04±0,04	20,8
Отношение длины черешка к длине листовой пластинки	1,03±0,05	27,5	0,59±0,04	41,2
Число придаточных корней, шт	31,97±1,97	37,4	15,78±1,15	40,1
Длина придаточных корней, мм	110,03±5,28	29,2	71,10±3,01	23,2
Порядок ветвления придаточных корней	2,62±0,08	18,8	2,63±0,09	18,6
Длина корневища, мм	113,51±6,16		65,63±5,76	48,1
Диаметр корневища, мм	8,46±0,31	22,6	6,35±0,39	33,5
Порядок ветвления корневища	1,18±0,05	28,4	1,10±0,06	27,8

ВЫВОДЫ

1. Длительность онтогенеза у *G. aleppicum* на юге Западной Сибири составила 4–7 лет, а у *G. rivale* — 35–40 лет. В ходе онтогенеза особи гравилата речного проходят все возрастные состояния, а растения гравилата алеппского, в основном, отмирают в старом генеративном состоянии.

2. Побег у особей прегенеративного и постгенеративного периодов обоих видов розеточный, в генеративный период растения формируют побеги двух типов: скелетные многолетние — вегетативные и монокарпические однолетние — генеративные.

3. В ходе онтогенеза изменяется форма листовой пластинки от почковидной у проростков и ювенильных растений до трехлопастной у иматурных и прерывисто-перистой у виргинильных и генеративных особей; у растений гравилатов постгенеративного периода происходит вторичное упрощение формы листа.

4. Стержнекорневая система проростков и ювенильных растений заменяется корневой системой смешанного типа у иматурных и придаточного типа у особей всех последующих возрастных состояний.

5. Гравилат алеппский и гравилат речной являются короткокорневищными моноподиально-розеточными поликарпиками. У *G. aleppicum* в ходе онтогенеза формируется короткое ортотропное корневище; у *G. rivale* корневище значительно длиннее, начиная с виргинильного состояния оно становится плагиотропным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. М.: Изд-во МГПИ, 1987. 80 с.

2. Гонтарь Э. М. Эколого-ценотические и фенотипические изменения зверобоя продырявленного // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тезисы докл. I Российской научной конференции. 1995. С. 147-148.
3. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1536-1541.
4. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 50-51.
5. Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. Архитектурная модель и жизненные формы травянистых розоцветных // Бюлл. МОИП. 1978. Вып. 6. С. 51-65.
6. Соболевская К. А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. С. 187-188.
7. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1987. С. 50-51.
8. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 3-40.
9. Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. Науки, 1975. № 2. С. 7-34.
10. Лакин Г. Ф. Биометрия. М: Высшая школа, 1980. 239 с.
11. Серебряков И. Г. Мофрология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. С. 860.
12. Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М: Наука, 1973. С. 68-69.
13. Любарский Е. Л. Об органах вегетативного возобновления и размножения растений // Бот. журн. 1960. № 7. С. 1067-1069.
14. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1915. Петроград. Т. 8. № 10-11. С. 113-1443.
15. Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюлл. МОИП. 1973. Вып. 5. С. 107-120.
16. Шалыт М. С. Партикуляция у высших растений // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.: Наука, 1965. С. 117-122.

*Наталья Алексеевна АЛЕКСЕЕВА —
ассистент кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета,
Анна Архиповна ДОНСКОВА —
доцент кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета,
кандидат биологических наук*

УДК 582. 4

ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ GEUM ALERPICUM (JACQ.) И GEUM BIVALE (L.) В РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОНАХ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

АННОТАЦИЯ. Изучены возрастные спектры ценопопуляций видов рода Geum L. в различных экологических условиях и частях ареала Западной Сибири.

Populations age spectra in various ecological conditions and parts of Western Siberian areas are studied.

Ценотическая популяция (ЦП) представляет собой элементарный объект популяционного уровня организации у растений [1]. Это — совокупность особей вида,